

ANFÍBIOS FÓSSEIS DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL

Sérgio Dias-da-Silva¹ & Eliseu Vieira Dias²

¹Universidade Federal do Tocantins, Campus de Porto Nacional, Rua 3, Quadra 17 s/n, Jardim dos Ipês, Caixa Postal 136, CEP 77.500-000, Porto Nacional, Tocantins, Brasil; e-mail: sergiosilva@uft.edu.br

²Centro Universitário Positivo, Núcleo de Ciências Biológicas e da Saúde, Rua Prof. Pedro Viriato Parigot de Souza, 5.300, CEP 81.280-330, Curitiba, Paraná, Brasil; e-mail: eliseu.dias@unicenp.edu.br

Introdução

O Triássico do estado do Rio Grande do Sul é famoso pelos vertebrados fósseis encontrados na região de Santa Maria, onde se destacam grandes animais terrestres como, por exemplo, o grande predador rauissuquídeo *Prestosuchus chiniquensis*, e os pesados dicinodontes herbívoros *Stahlekeria potens* e *Jachaleria candelariensis*, os quais são abordados em detalhe em outros capítulos deste livro. Alguns dinossauros 'primitivos' (basais) como *Staurikosaurus pricei*, *Guaibasaurus candelariensis*, *Saturnalia tupiniquin* e *Unaysaurus tolentinoi* provenientes do Triássico sul-riograndense também chamam a atenção de cientistas e curiosos. Além destes registros mais conhecidos, ocorriam outros componentes da fauna bem menos citados e comentados, mas nem por isso, menos interessantes. Às margens dos inúmeros corpos d'água que ocorriam no Rio Grande do Sul durante o Período Triássico, alguns anfíbios temnospôndilos relativamente grandes, munidos de seus poderosos dentes labirintodontes, ficavam espreitando suas presas ou apenas preguiçosamente descansando. Para compreendermos como eram estes anfíbios e como são classificados teremos que revisar a história e introduzir alguns conceitos.

Considerações Gerais

O que são anfíbios?

Os anfíbios são tetrápodes (animais de quatro patas) que passam por dois estágios de desenvolvimento durante sua vida: uma fase larval aquática e uma fase adulta que pode permanecer aquática ou se tornar terrestre. Todos os tetrápodes deveriam ser anfíbios em sua origem. Contudo, reconhecemos hoje a existência de duas grandes linhagens: os Amphibia, atualmente representados pelos Lissamphibia (sapos, salamandras e cecílias), e os Amniota (mamíferos, tartarugas, crocodilianos, aves, lagartos e cobras), derivados dos Anthracosauria (*vide* Panchen & Smithson, 1988 e Gauthier *et al.* 1988, dentre outros). Os primeiros tetrápodes de hábito anfíbio conhecidos datam do Devoniano e são eles *Ichthyostega*, *Acanthostega* e formas relacionadas. A separação entre Amphibia e Anthracosauria se dá por outras características dentre as quais a presença de 4 dedos nas mãos em Amphibia, representando uma perda irreversível de um dedo, enquanto Anthracosauria permaneceu com 5 dedos nas mãos, característica mantida também por seus descendentes Amniota.

Os Amphibia são representados por alguns grupos basais (Lepospondyli, Nectridea e Microsauria) e pelo grande grupo dos Temnospodyli. Neste último grupo, a presença de pterigóides trirradiados formando vacuidades interpterigóides separadas por um longo processo cultriforme do paraesfenóide

compõe a morfologia palatal que os distingue de qualquer outro animal conhecido (Figura 1). Esta característica está presente, ainda que ligeiramente modificada, nos anfíbios modernos denominados Lissamphibia. Devido a tal morfologia dos ossos do palato, vários autores argumentam que os temnospôndilos abrigam os ancestrais diretos dos anfíbios atuais (Milner, 1988; 1990; Trueb & Cloutier, 1991; Bolt, 1991).

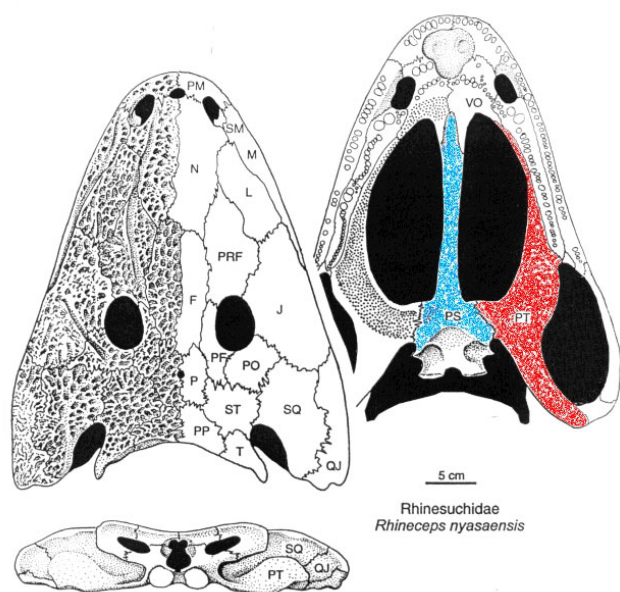


Figura 1: Morfologia craniana dos Temnospondyli. Em vermelho o osso pterigóide trirradiado, em azul o processo cultriforme do paraesfenóide e, em preto, a vacuidade interpterigóide entre eles. Modificado de Schoch & Milner (2000).

Contudo, alguns autores apontam os Lepospondyli como os prováveis ancestrais dos Lissamphibia (Carroll & Curie, 1975; Carroll & Holmes, 1980; Laurin & Reisz, 1997; Laurin, 1998a e Laurin, 1998b). A falta de consenso que existe entre os pesquisadores mostra que, de fato, a origem dos anfíbios atuais é ainda uma questão em aberto. Tanto Temnospondyli quanto Anthracosauria eram, num passado relativamente recente, classificados dentro da subclasse Labyrinthodontia, devido à presença de dentes labirintodontes, cuja dentina apresenta-

se plissada como dobras de um tecido, formando um labirinto (Figura 2). Entretanto, este tipo de dente está presente em peixes sarcopterígeos, em tetrápodes basais como *Ichthyostega*, nos Anthracosauria e nos Temnospondyli. Assim, o dente labirintodonte não é um critério distintivo (está presente em formas não relacionadas filogeneticamente). Assim, esta não é uma característica distintiva, uma vez que não traduz relações de ancestralidade e parentesco. Dessa forma, o nome Labyrinthodontia acabou sendo abandonado pelos sistematas.

Os mais antigos representantes das linhagens que podem ter dado origem aos Amphibia e Amniota são conhecidos do Viséano (Carbonífero Inferior) da Escócia, sendo que os afloramentos fossilíferos dessa localidade (Kirkton Leste) já propiciaram importantes descobertas que forneceram valiosas informações acerca da evolução inicial dos tetrápodes. Foram coletados nesse local fósseis do mais antigo temnospôndilo conhecido (Milner & Sequeira, 1993), de dois antracossáurios basais (Smithson, 1993 e Clack, 1993), do amniota basal *Westlothiana* (Smithson *et al.*, 1993) de um lepospôndilo aistópode (Milner, 1993) e de um bafetídeo de posição filogenética incerta (Clack, 1998). Foram ainda catalogados vários invertebrados terrestres. Este conjunto faunístico é considerado, sem dúvida, uma das mais antigas assembléias fósseis terrestres (Clarkson *et al.*, 1993), embora a maioria dessas formas fosse ainda provavelmente um pouco dependentes do ambiente aquático, pelo menos nos estágios iniciais de desenvolvimento.

Somente os Amniota atingiram completa independência do ambiente aquático, através do surgimento do ovo amniótico, também conhecido como ovo cleidóico. Esse tipo de ovo apresenta três membranas envoltórias embrionárias (o âmnio, córion e alantóide) e uma casca dura que proporciona proteção contra ressecamento, traumas causados por

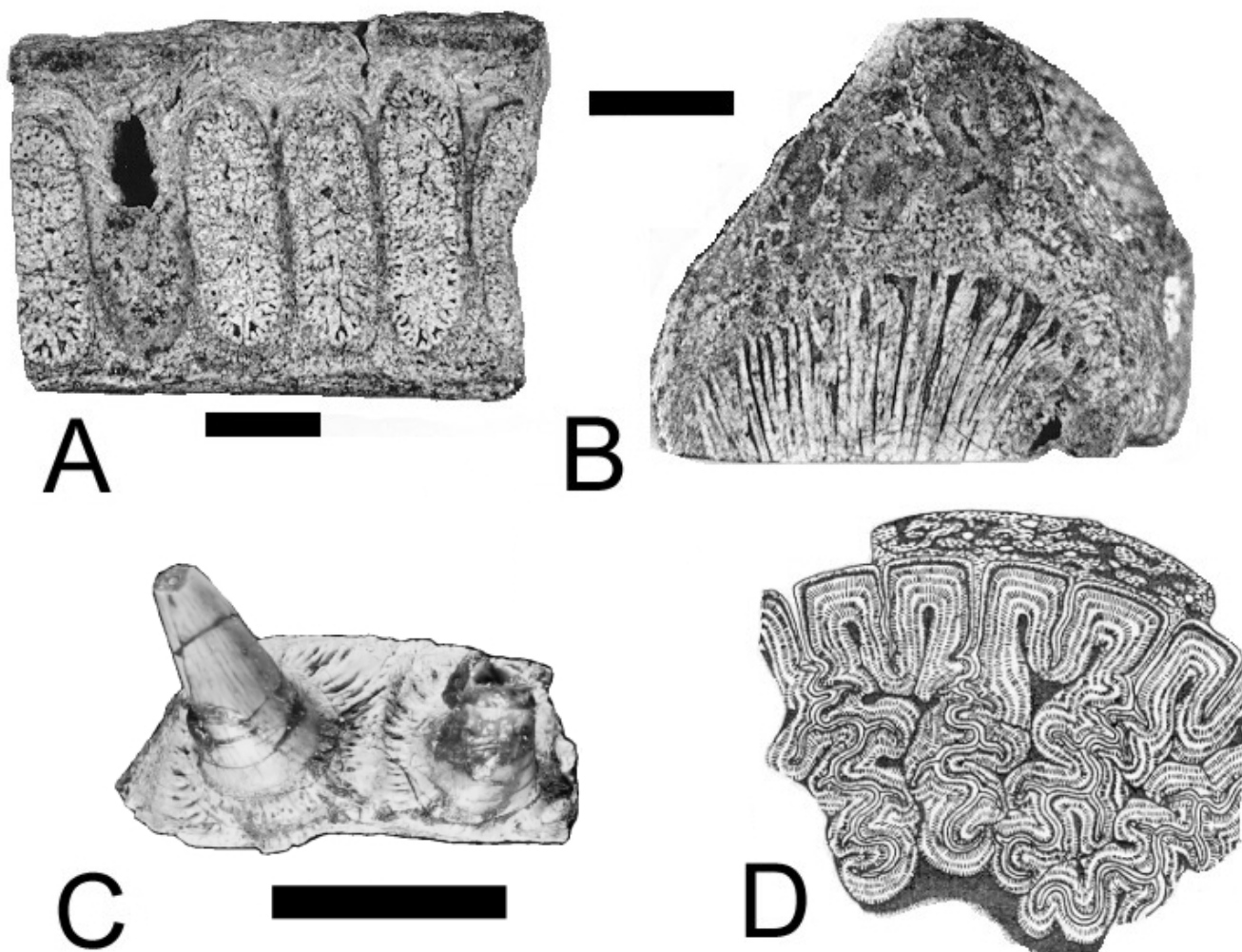


Figura 2: Dentes labirintodontes. Dentes de *Parotosuchus*, um mastodonsauróide da África do Sul: (A) cortes transversais; (B) detalhe da base de um dente; (C) dentes palatais do temnospôndilo *Australerpeton cosgriffi*; (D) desenho mostrando a estrutura da plicidentina em *Panderichthys rhombolepis* (Choanata) segundo Vorobyeva & Schultze (1991). (A, B) Fotos de Sérgio Dias-da-Silva; (C) Foto de Rafael Costa da Silva. Escala = 1cm.

pancadas e predação. Os mamíferos passaram a carregar os ovos dentro de seu corpo (vivíparos), porém as três membranas embrionárias se mantiveram. Por outro lado, os ovos dos anfíbios atuais (Lissamphibia) não apresentam proteção física especialmente contra ressecamento, e, devido a isso, depositam seus ovos dentro ou próximo a corpos d'água. Após a eclosão dos ovos, passam obrigatoriamente por um estágio larval dependente da água, eventualmente transformando-se em indivíduos adultos através de metamorfose. Ao contrário dos anfíbios, os Amniota eclodem diretamente como miniaturas

de adultos não passando por um estágio larval, sendo que as formas terrestres são independentes do meio aquático nos estágios iniciais de desenvolvimento.

Os anfíbios atuais (Lissamphibia) são representados por três grupos distintos: (1) os Anura, representados pelos sapos, rãs e pererecas; (2) os Urodela, representados pelas salamandras e (3) os Gymnophiona, representados pelas cecílias ou cobras cegas.

O registro fóssil possui uma lacuna surpreendente entre as formas paleozóicas basais de anfíbios postuladas como relacionadas à Lissamphibia (e.g. Temnopolyli e Leposopolyli – sendo

este último grupo representado por Nectridea, Aistopoda e Microsauria) e os primeiros Lissamphibia, cujos registros mais antigos datam do Triássico e do Jurássico. Na verdade existe um registro isolado mais antigo de um protoanuro (*Triadobatrachus massinoti*, Figura 3) datando do Triássico Inferior de Madagascar, considerado um elo perdido entre os anfíbios basais e os Anura (Estes & Reig, 1973). Dentre as salamandras, os mais antigos representantes conhecidos são *Karaurus sharovi* (Figura 4), do Jurássico Superior do Kazaquistão (Ivachnenko, 1978) e uma larva de salamandra *Triassurus sixtelae* do Triássico Superior do sul do Kirgistão (Ivachnenko, 1978). Ambas localidades faziam parte de uma região da antiga União Soviética conhecida como

Turquestão. Os primeiros Anura e Urodela já se apresentavam essencialmente semelhantes aos modernos em sua anatomia osteológica (Carroll, 1988). Os Gymnophiona, não possuem traços nem de membros nem de cinturas, e a maioria dos gêneros possuem crânios de teto espesso devido ao desenvolvimento de hábito de vida fossorial. São bem menos conhecidos e têm seus primeiros registros também datando do Jurássico.

Os Lissamphibia atuais são, geralmente, restritos aos trópicos, preferencialmente habitando áreas pantanosas, podendo ser aquáticos, terrestres, arborícolas ou fossoriais. Porém, há exceções a essa regra, tais como, anuros e salamandras habitando tanto regiões semi-áridas e como regiões frias (Dias & Dias-da-Silva, 2000, 2002).

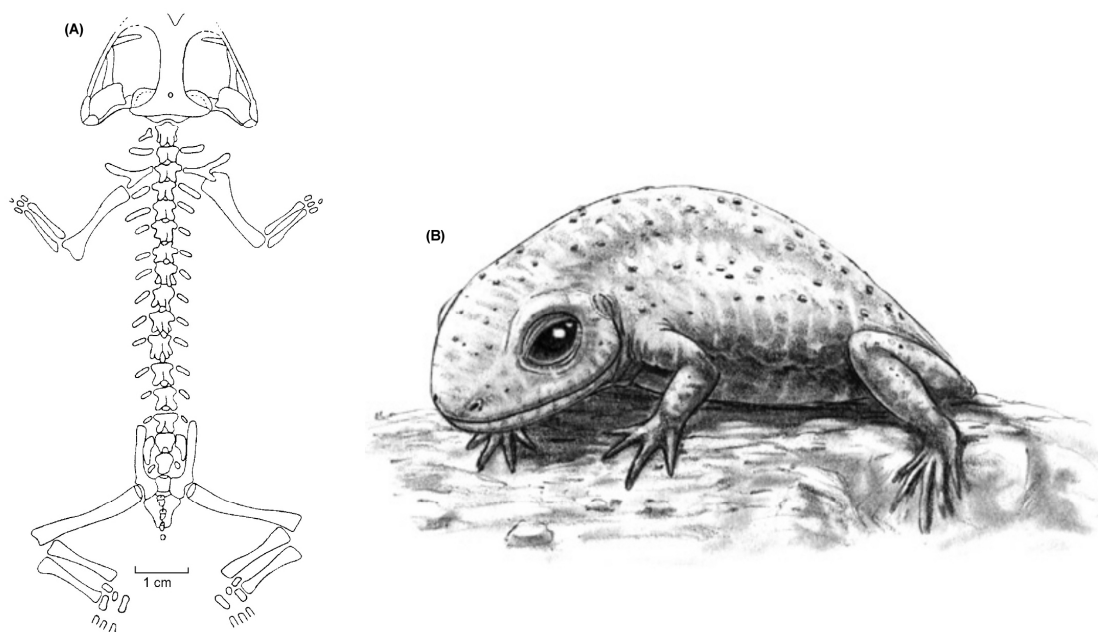


Figura 3: *Triadobatrachus massinoti*. (A) desenho esquemático do esqueleto; (B) reconstituição artística do corpo do animal extraído de <http://paleospot.com/pages/galerie.php>

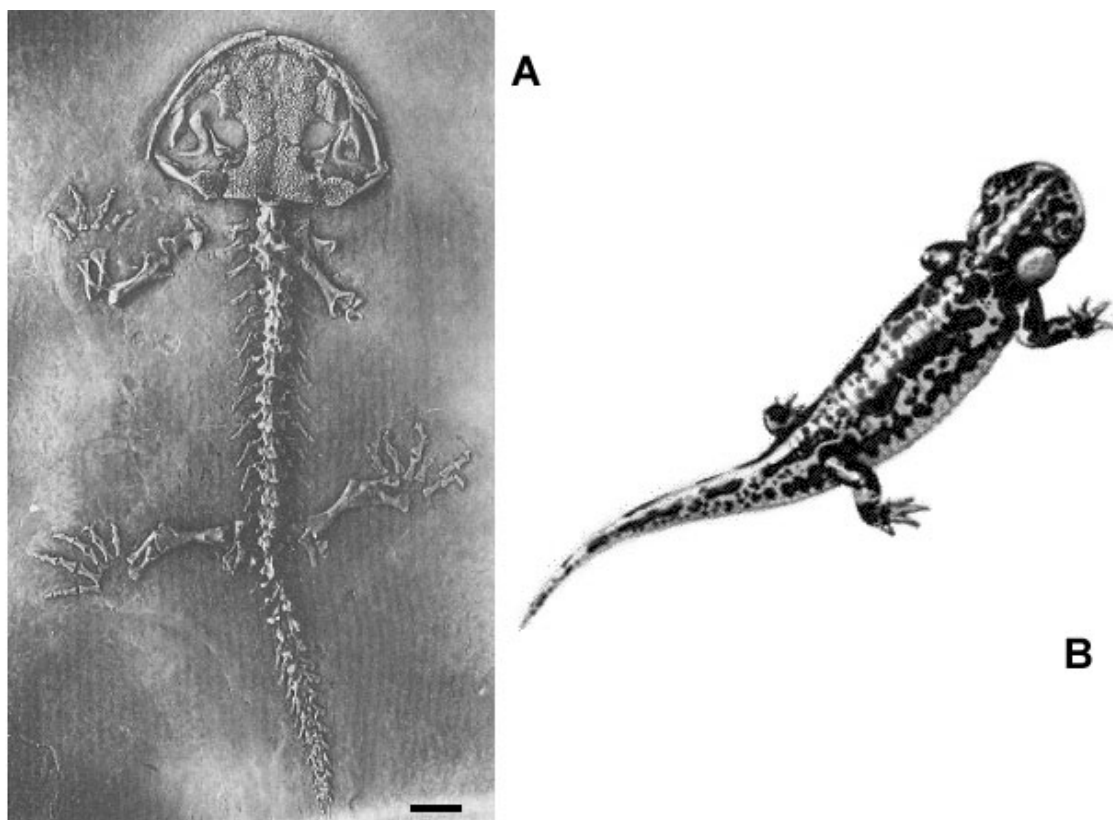


Figura 4: Fotografia do esqueleto de *Karaurus sharovi*, uma salamandra do Jurássico (retirado de Carroll, 1988). Escala = 1 cm. Reconstrução obtida em: <http://venado.conce.plaza.cl/~dinos/links/dinos/fotos/kara4.jpg>

Como eram os anfíbios do Triássico?

Até o presente momento, todos os anfíbios do Triássico estão representados pelos Temnospondyli, excetuando *Triadobatrachus*, o protoanuro do Triássico de Madagascar citado anteriormente. Temnospondyli é um grupo amplo e muito diversificado de anfíbios que surgiu durante o Carbonífero (mais especificamente durante o Viseano) (Milner, 1990; 1993), irradiou-se em dezenas de formas durante o Permiano e Triássico, entrando em declínio no Triássico Superior, embora algumas formas tenham sobrevivido até a metade do Cretáceo (Aptiano-Albiano) (Sengupta, 1995; Schoch & Milner, 2000). Foram registrados mais de 170 gêneros em 30 famílias espalhadas por todos os continentes (Milner, 1990).

No início do Triássico, os temnospondílios eram amplamente distribuídos pelo Pangea, o supercontinente que reunia praticamente todas as massas de terra

daquela época. Eles são relativamente freqüentes em sedimentos depositados em ambientes continentais, predominantemente em fácies fluviais e lacustres. Compartilham as seguintes sinapomorfias: presença de vacuidades interpterigóides margeadas por pterigóides trirradiados, separadas por um longo processo cultriforme do paraesfenóide, vômeres achatados e em contato com o processo cultriforme do paraesfenóide (Gardiner, 1983; Milner, 1989, 1990). A análise das relações de parentesco (filogenia) dos temnospondílios realizada por Yates & Warren (2000), define Temnospondyli como o grupo que inclui todos os descendentes do ancestral comum de *Eryops* e *Parotosuchus* (para uma melhor visualização das relações filogenéticas dos Temnospondyli ver Figura 5).

Os Temnospondyli tornaram-se altamente diversificados já no Carbonífero, assumindo várias morfologias distintas e ocupando diferentes nichos ecológicos nos períodos

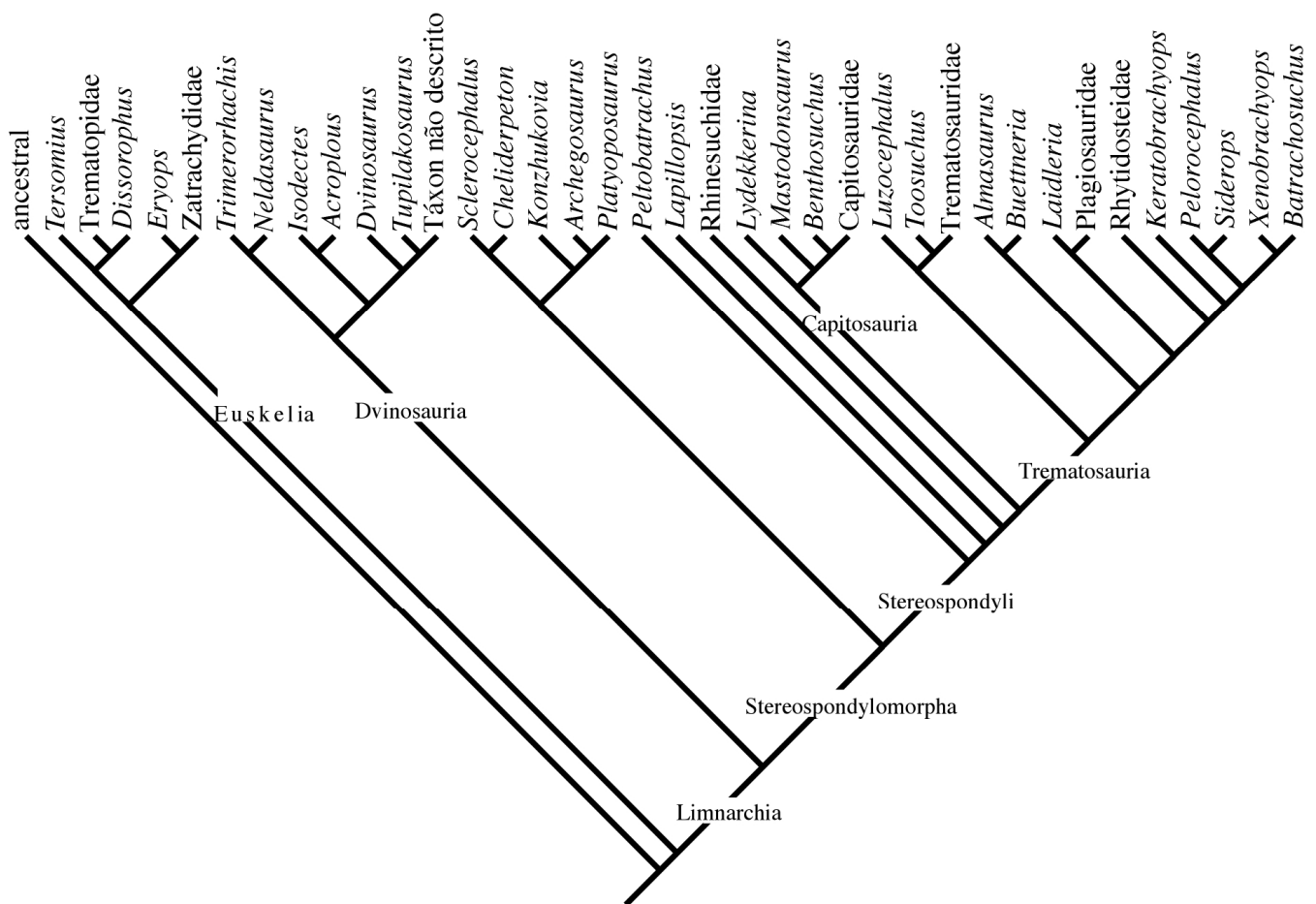


Figura 5: Cladograma indicando as relações de parentesco dos Temnospondyli (retirado de Yates & Warren, 2000).

subseqüentes e tendo sobrevivido em abundância até o Triássico, tornando-se mais raros no Jurássico e Cretáceo. Ocorrem abundantemente em sedimentos do Triássico Inferior do estado do Rio Grande do Sul. Alguns temnospondilos eram tipicamente terrestres como os norte-americanos *Eryops* e *Cacops*, mas diversos grupos retornaram ao ambiente aquático, apresentando adaptações especiais. Tornaram-se achatados no sentido dorsoventral e perderam a ossificação dos punhos, nas mãos e dos tornozelos, nos pés. Estes elementos tornaram-se cartilagenosos, um claro indício de que estes animais não podiam sustentar-se fora d'água. Outra evidência do desenvolvimento de hábitos aquáticos é o aparecimento de formas de focinho alongado, o que está relacionado ao hábito piscívoro, como é o caso dos Trematosauridae (*Aphaneramma* e *Gonioglyptus*) (Romer, 1947), dos

Archegosauridae como *Platyoposaurus*, *Prionosuchus* e *Bageherpeton*, este último coletado em sedimentos permianos entre Bagé e Aceguá no Rio Grande do Sul (Dias & Barberena, 2001), e do rinessuquídeo *Australerpeton cosgriffi* do Permiano Superior da Bacia do Paraná, coletado na Serra do Cadeado no Paraná (Barberena, 1998). Outras formas apresentam crânio de formato parabólico (reconhecidamente neotênico) e portanto associado ao hábito aquático. Este tipo de crânio se desenvolveu em formas maiores como os Brachyopidae e os gigantes Chigutisauridae, animais comuns durante a Era Mesozóica (*vide* Marsicano, 1999 e Warren & Marsicano, 2000).

Embora negligenciados pela mídia popular (ou seja, filmes, revistas e livros de divulgação científica), os temnospondilos são um dos grupos de tetrápodes mais impressionantes e diversificados que já habitaram este

planeta. A amplitude de tamanho desses animais varia desde formas minúsculas do tamanho das salamandras pletodontídeas atuais até gigantes chigutissaurídeos com corpos excedendo 6 metros de comprimento (Marsicano, 1999; Warren & Marsicano, 2000). Os Temnospondyli ocuparam os mais variados habitats: terrestres, fluviais, pântanos e talvez até mesmo oceanos (Defauw, 1989; Schoch & Milner, 2000), embora este último habitat não esteja ainda perfeitamente comprovado. O mais provável é que sua ocorrência em depósitos marinhos marginais esteja relacionada a sistemas deltaicos, com os restos mortais sendo transportados para o sistema deposicional marinho (Dias & Dias-da-Silva, 2000, 2002).

Algumas espécies de temnospôndilos lembram a morfologia de um jacaré atual (*e. g.* Mastodonsauridae). Contudo, o formato da cabeça e do corpo, bem como o tamanho das patas eram bastante variáveis. A posição dos olhos era quase sempre dorsal, ou seja, no topo da cabeça, o que permitia ficar com o corpo e a cabeça parcialmente submersos mantendo os olhos para fora da água. Muitos tinham uma cobertura de escamas ósseas no abdômen, o que lhes servia como lastro para o mergulho, uma boa reserva de cálcio e uma certa proteção (Dias & Richter, 2002).

Outros temnospôndilos possuíam crânio largo e olhos e narinas posicionados próximos às margens laterais do crânio (*e. g.* Brachyopoidea e Rhytidosteidae). Essa morfologia sugere hábito de vida distinto das formas semelhantes aos jacarés. Esses animais de crânio largo e olhos e narinas lateralizados deveriam ser predadores ativos, e passariam a maior parte do tempo submersos, indo à superfície apenas para respirar. Embora formas semelhantes a jacarés sejam comuns em depósitos de outras partes do Pangea durante o Triássico, no Brasil (mais especificamente no Rio Grande do

Sul) predominaram as formas de crânio largo, como veremos mais adiante. Dentre estes temnospôndilos, o grupo dos ritidosteídeos ocorre em uma ampla área de abrangência que inclui diferentes regiões do Gondwana (Antártica, África do Sul, Madagascar, Austrália, Índia) e da Laurásia (Groenlândia e Europa). Eram comuns no início do Triássico e predominantes em depósitos triássicos do Rio Grande do Sul.

Importância dos anfíbios temnospôndilos

Os temnospôndilos têm sido considerados um grupo muito importante para a paleontologia devido a vários aspectos. Além de sua possível relação com o surgimento dos Lissamphibia, vários grupos menos inclusivos (*e. g.* famílias) são considerados excelentes marcadores bioestratigráficos (fósseis-guia), ou seja, ajudam na datação das rochas sedimentares onde são encontrados. Os Rhytidosteidae, apenas para citar um exemplo são de ocorrência restrita ao Triássico Inferior (Schoch & Milner, 2000) (exceção feita a um único táxon do final do Permiano – *Trucheosaurus major* Marsicano & Warren, 1998). Assim, ao se deparar com um novo afloramento fossilífero, a identificação de um ritidosteídeo no local ajudará na elucidação da idade deste afloramento (Figura 6). Para saber mais sobre a importância dos temnospôndilos como marcadores bioestratigráficos ver os trabalhos de Neveling *et al.* 1999; Lucas, 1998, 1999; Lucas & Schoch, 2002, dentre outros.

Outro aspecto que faz com que os temnospôndilos (especialmente as formas do Triássico) sejam considerados importantes é a sua morfologia corporal. Seu corpo achatado dorsoventralmente, a presença de elementos não ossificados em suas mãos e pés e seus dentes labirintodontes indicativos de hábito predador piscívoro apontam para um ambiente aquático. Assim, esses animais também servem como indicadores da presença de um ambiente aquático capaz

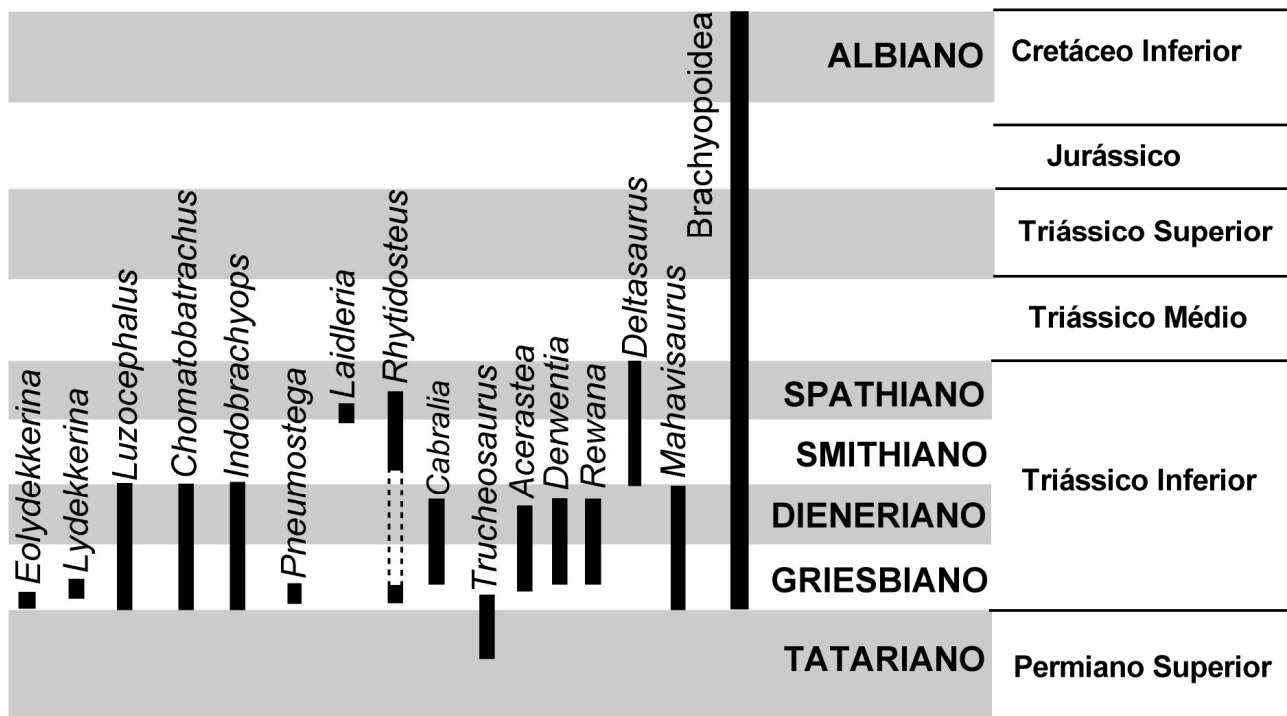


Figura 6: Amplitude temporal de ocorrência de alguns Rhytidosteidae representativos, incluindo *Cabralia lavinae*. Modificado de Schoch & Milner (2000).

de suportar essas formas de vida, mesmo que sazonalmente, como é o caso da Formação Sanga do Cabral, os quais evidenciam, através da interpretação sedimentológica de seus depósitos, a presença de canais fluviais efêmeros e lagos sazonais (Souto-Ribeiro & Holz, 1998; Holz & Scherer, 1998, Scherer *et al.* 2000; Zeffass *et al.* 2003) onde, em determinada época do ano, podiam prosperar animais essencialmente aquáticos. Assim, a presença de temnospôndilos aquáticos nesses depósitos ajuda na corroboração das evidências fornecidas pela geologia sedimentar.

Anfíbios Temnospôndilos do Triássico do Rio Grande do Sul

Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior)

A Formação Sanga do Cabral é considerada por diversos autores como tendo sido depositada durante o Eotriássico. Esta unidade é correlacionada com a Subzona de *Procolophon* sensu Neveling *et al.*

(1999). A presença destes temnospôndilos, corrobora estas datações, uma vez que a maioria das formas encontradas tem distribuição global restrita ao Triássico Inferior. Nesta formação ocorrem ainda procolofonídeos, cinodontes e protorosaurídeos (todos estes pertencentes aos Amniota). Para mais detalhes acerca do conteúdo faunístico e idade desta formação, consulte Abdala *et al.* (2002), Cisneros & Schultz (2002), Dias-da-Silva *et al.* (2005) e Dias-da-Silva *et al.* (2006).

Quanto aos temnospôndilos da Formação Sanga do Cabral, estes foram inicialmente reconhecidos por fragmentos isolados tentativamente atribuídos à ritidosteídeos e lydekkerinídeos (Lavina e Barberena 1985). Dias-da-Silva & Schultz (1999) e Dias-da-Silva *et al.* (2005) apresentaram outros fragmentos de crânio atribuídos também a ritidosteídeos (Figura 7) e alguns fragmentos de posicionamento sistemático incerto (Figura 8). Todos estes fragmentos foram coletados em diversas localidades da depressão central do Rio Grande do Sul (região de Santa

Maria e arredores) das quais se destacam afloramentos nos municípios de Dilermando de Aguiar e Cachoeira do Sul. O primeiro exemplar mais completo que possibilitou estudos mais detalhados sobre morfologia e sistemática dos temnospôndilos do Triássico do Rio Grande do Sul foi preliminarmente apresentado por Dias-da-Silva & Schultz (1999) e detalhadamente descrito e denominado *Cabralia lavinaei* por Dias-da-Silva *et al.* (2006). Por estar pré-ocupado, o nome *Cabralia* será substituído por outro

numa publicação já submetida pelos autores do referido taxon. O material foi coletado no município de Cachoeira do Sul e está depositado na Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS) sob os números U4302 e U4303. Trata-se de uma metade esquerda quase completa de um dermocrânio, com porções da região occipital preservada e uma porção direita de palato (Figuras 9, 10 e 11). Este exemplar relativamente completo tornou indubitável a presença de ritidosteídeos na América do Sul.

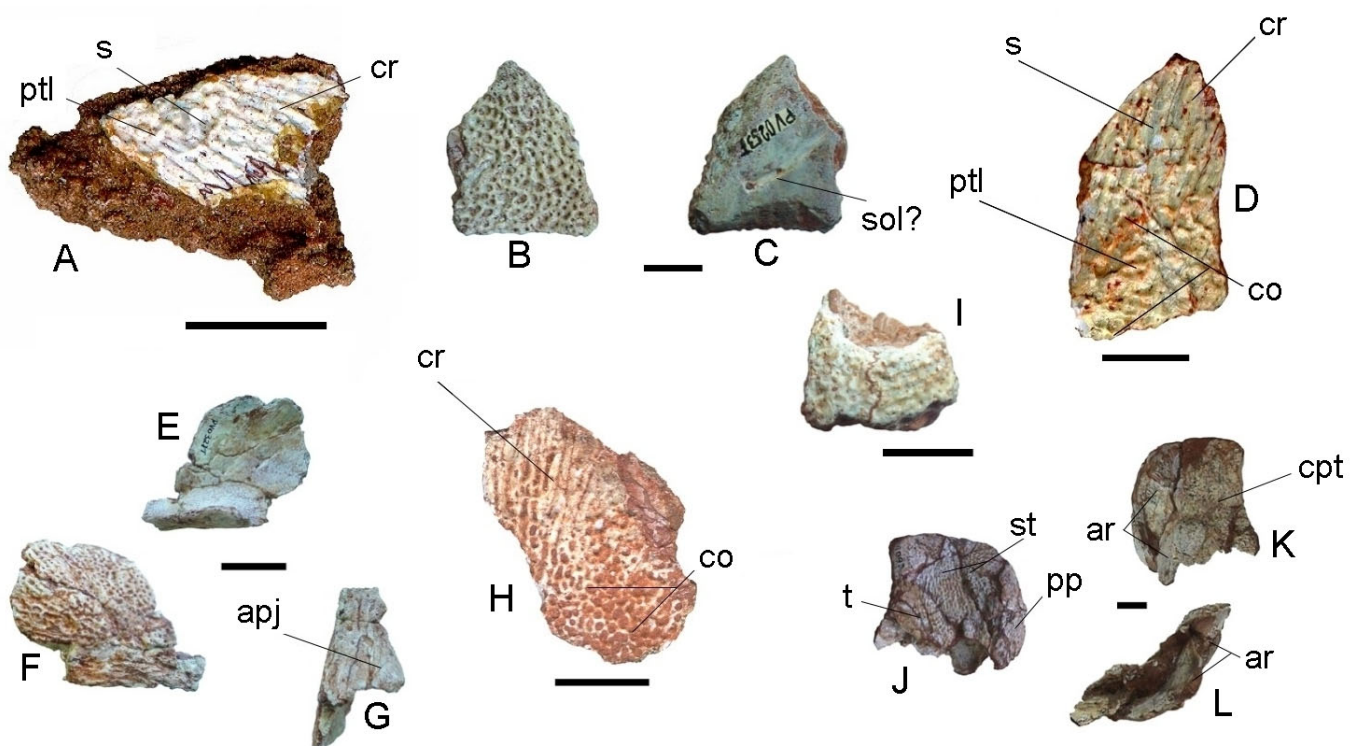


Figura 7: Fragmentos dérmicos cranianos provenientes da Formação Sanga do Cabral atribuídos a Rhytidosteidae com base no padrão de ornamentação. UFRGS-PV0237T: A, vista dorsal; UFRGS-PV0253T: B, vista dorsal; C, vsita ventral; UFRGS-PV0257T: D, vista dorsal; UFRGS-PV0327T: E, vista medial; F, vista lateral; G, vista ventral; UFRGS-PV0361T: H, vista dorsal; UFRGS-PV0362T: I, vista dorsal; MCN-PV2606: J, vista dorsal; K, vista ventral; L, vista occipital. Escalas=1cm. Fotos de Sérgio Dias-da-Silva.

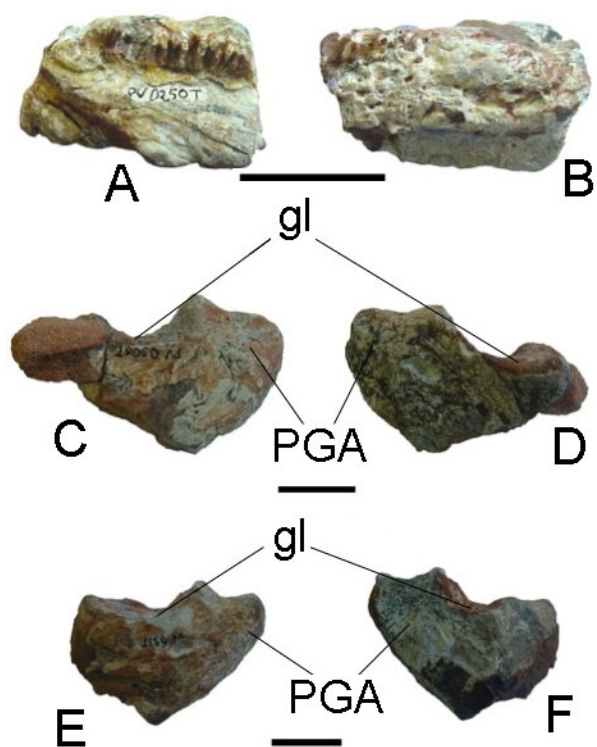


Figura 8: Fragmentos dérmicos cranianos provenientes da Formação Sanga do Cabral atribuídos a *Temnospondyli incertae sedis*. UFRGS-PV0250T: A, vista dorsal, B, vista ventral; UFRGS-PV0506T: C, vista labial, D, vista lingual; UFRGS-PV0651T: E, vista lingual F, vista labial. Escalas=2cm. Fotos de Sérgio Dias-da-Silva.

Quando reconstituído, o formato geral do crânio de *Cabralia lavinae* é triangular e aproximadamente eqüilátero, com a região occipital muito larga e as margens laterais retas. O crânio é dorsoventralmente achatado e não há sinal de distorção *post-mortem*. As narinas são aparentemente próximas ao bordo anterior do crânio. São alongadas e seu bordo medial-posterior é algo soerguido, embora a maior parte do bordo anterior não esteja preservado e a correspondente pré-maxila esteja perdida. As órbitas estão localizadas na metade anterior do teto craniano, embora ainda próximas da linha da metade de seu comprimento. São relativamente pequenas, alongadas antero posteriormente e próximas à margem lateral do crânio. A metade esquerda arredondada de um forâmen pineal é visível no bordo medial do parietal. O bordo occipital do teto

craniano é levemente côncavo, com um entalhe ótico raso, chifre tabular não suportado e uma curta projeção pós-parietal. Os côndilos occipitais e quadrados são visíveis em vista dorsal e o côndilo quadrado está posicionado posteriormente ao exoccipital, embora muito próximo à linha deste. Em vista palatal, o único fragmento identificável é um processo alar do jugal em forma de triângulo reto. Os ossos do teto craniano apresentam um padrão de ornamentação reticulado (um padrão tipo “teia-de-aranha”). A ornamentação possui pequenas fossas nos centros de ossificação e com intercalação de cristas e sulcos ao redor destes centros; nenhuma zona de crescimento intensivo é visível. Pequenos nodos circulares (pústulas) ocorrem nos pontos de junção e bifurcação das cristas radiais e concêntricas.

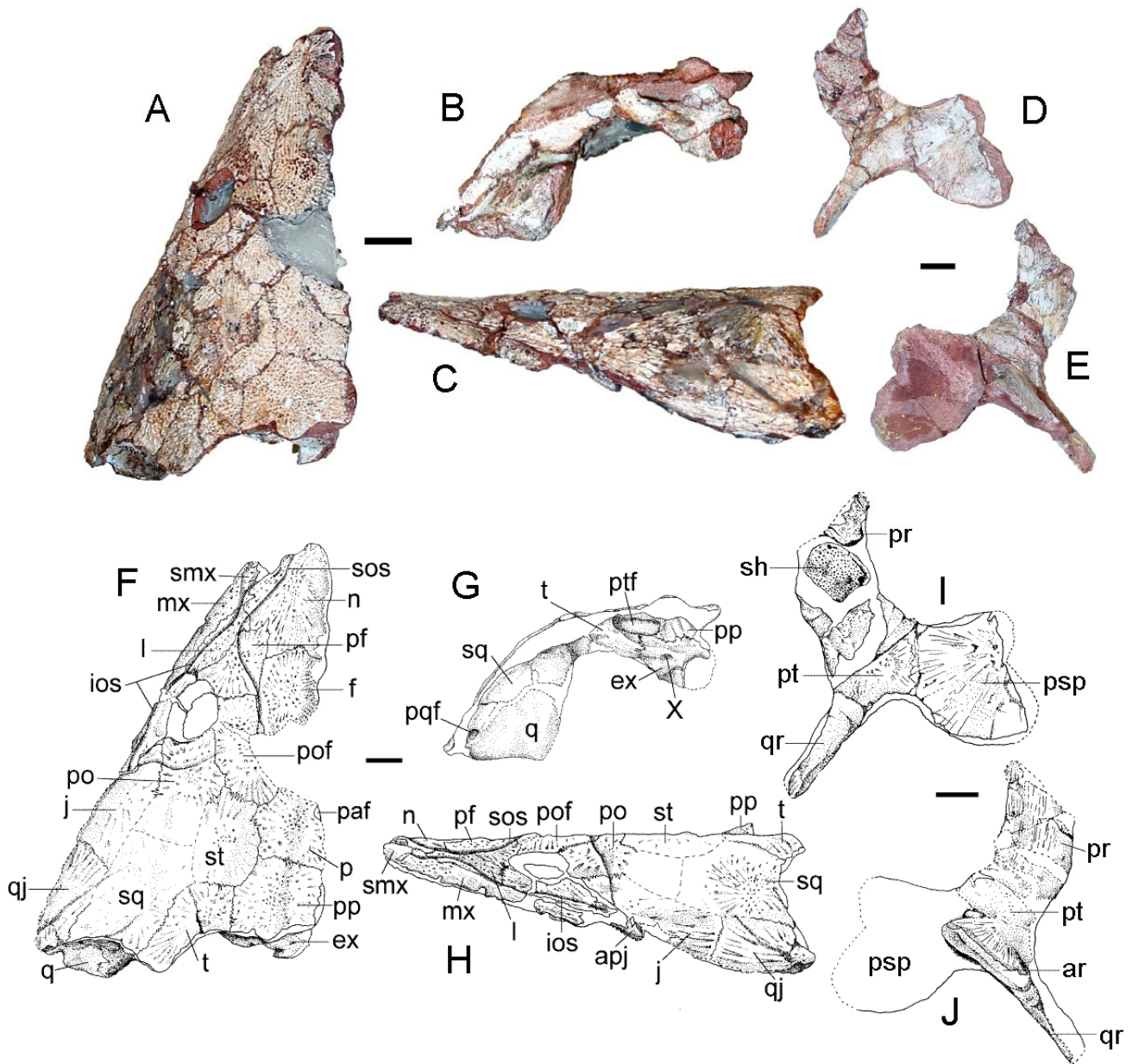


Figura 9: *Cabralia lavinai*, um ritidosteídeo da Formação Sanga do Cabral. Fotografias e desenhos interpretativos. U4302: A e F, vista dorsal, B e G, vista occipital, C e H, vista lateral. U4303: D e I, vista ventral, E e J vista dorsal. Escalas=2cm. Fotos de Sérgio Dias-da-Silva e ilustrações de Dias-da-Silva *et al.* (2006).

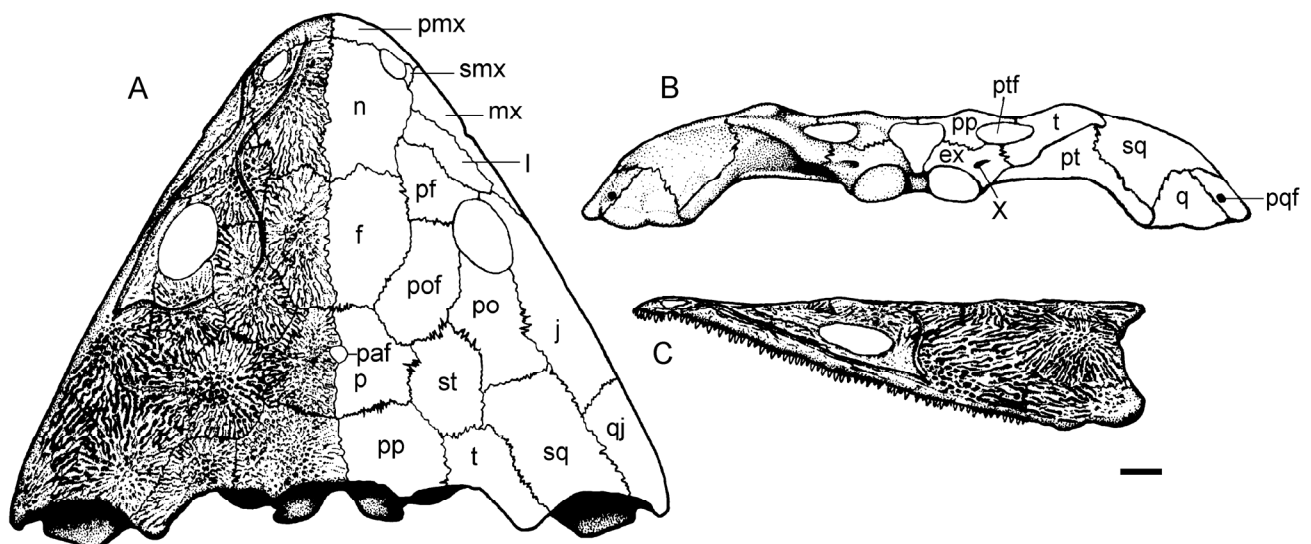


Figura 10: *Cabralia lavinaei*, reconstituição do crânio. A, vista dorsal; B, vista occipital; C, vista lateral. Escala=2cm Ilustração de Dias-da-Silva *et al.* (2006).

O sistema de linha lateral consiste de pequenos sulcos e está melhor preservado na região pré-orbital do crânio. Na região pós-orbital, os canais não estão visíveis, provavelmente devido a má preservação desta região. O canal infraorbital corre ao longo da maxila, próximo à sutura com o nasal, continua por sobre o lacrimal e se estende até o jugal, lateralmente e posteriormente à órbita. A flexura lacrimal do canal infraorbital está ausente. O canal supraorbital corre medialmente à narina, através do nasal e do pré-frontal. Após este ponto não é possível saber a direção que toma devido à má preservação. *Cabralia lavinaei* distingue-se de outros ritidosteídeos pela presença dos seguintes caracteres morfológicos combinados: presença de osso lacrimal bem desenvolvido (1); ausência de flexura lacrimal no canal infraorbital do sistema de linha lateral (2); chifre tabular composto pelos ossos tabular e esquelomoso (3); presença de projeções semelhantes a 'chifres' na margem posterior dos ossos pós-parietais (4);

septomaxila ornamentada, tomando parte do teto craniano em vista dorsal (5); osso jugal estendendo-se além da margem anterior da órbita (6) e (7) ramo ascendente do pterigóide surgindo da superfície dorsal do pterigóide como uma lâmina suavemente côncava a qual também é recurvada posteriormente em seção vertical.

Formação Santa Maria (Triássico Médio/Superior)

Alguns fragmentos cranianos foram atribuídos a temnospôndilos na Formação Santa Maria. São provenientes do município de São João do Polêsine, e encontram-se depositados na Fundação Zoobotânica do Estado do Rio Grande do Sul (FZB/RS). Foram apresentados preliminarmente pelos autores da presente contruibuição em um evento científico regional de paleontologia (Paleo 2001). Contudo, naquele ano não foi publicado o volume de resumos do evento. Assim, este material inédito está sendo publicado pela primeira vez no presente volume. Um dos exemplares (MCN-PV3498) é um fragmento de osso



Figura 11: Reconstituição artística do corpo de *Cabralia lavinae*.

portador de três grandes dentes labirintodontes incompletos aproximadamente circulares em seção transversal (Figura 12). A implantação dentária é tipo pleurodonte, como demonstram os alvéolos destes dentes. As proporções indicam claramente que se tratava de um animal de grande porte para os padrões da época. Um entalhe na superfície lateral do espécime parece ser compatível com um espaço para acomodação de um dente, tipo presa, em oclusão. Infelizmente, o material é apenas um fragmento, e as observações são pouco conclusivas, não sendo possível atribuí-lo a um fragmento de mandíbula ou a crânio. Uma determinação precisa de cunho sistemático também não foi possível até o presente momento. Além disso, a classificação dentro de *Temnospondyli* é tentativa e não foi ainda completamente descartada a possibilidade desses materiais pertencerem a um sarcopterígio (peixe de nadadeiras lobadas). Caso seu status taxonômico seja confirmado como pertencendo a *Temnospondyli*, poder-se-á, com base no tamanho avantajado desse material, sugerir que chigutisaurídeos ou mastodonsaurídeos viviam na região de Santa Maria durante o Triássico Médio/Superior. Apenas através de novas coletas de materiais mais completos e melhor preservados será possível resolver esse impasse taxonômico. Desta forma, o material fica identificado como *Temnospondyli incertae sedis*, ainda que provisoriamente. Futuramente este material poderá ser reinterpretado caso surjam evidências que suportem inferências mais precisas a respeito de seu status taxonômico.

Um segundo exemplar, (MCN-PV3462) é uma pequena porção de osso dérmico de crânio contendo porções do tabular, supratemporal, parietal e post-parietal (Figura 13). Em vista dorsal todos estes mostram a ornamentação característica dos ossos dérmicos usualmente encontrada nos

Temnospondyli, mas nenhum aspecto diagnóstico para outros níveis taxonômicos foi encontrado. Este exemplar demonstra a presença de um taxon de pequeno porte em associação com o de grande porte anteriormente apresentado.

Formação Caturrita (Triássico Superior)

Até o momento apenas único dente foi coletado, infelizmente, o material está bastante fraturado e fragmentado. Trata-se de um dente com padrão de dentina labirintodonte, que devido a má preservação, não permite inferências taxonômicas acuradas. Pelos mesmos motivos atribuídos ao fragmento MCN-PV3498, classificamos tentativamente o material como *Temnospondyli incertae sedis*, e não descartamos completamente a possibilidade de que este dente possa pertencer a *Sarcopterygii*, caso novos achados venham a trazer evidências neste sentido.

Conclusão

Desde que os primeiros achados de anfíbios do Triássico do Rio Grande do Sul foram apresentados por Lavina & Barberena (1985), o conhecimento sobre este grupo avançou significativamente com novos achados, estudos e publicações, especialmente nos últimos 10 anos. Entretanto, ainda resta muito a descobrir, especialmente no que se refere aos anfíbios da Formação Santa Maria, conhecidos apenas de fragmentos isolados e pouco elucidativos. Esperamos que, através desta contribuição, paleontólogos e técnicos que trabalham em unidades triássicas do estado do Rio Grande do Sul disponham de uma nova ferramenta para o reconhecimento de materiais atribuíveis a temnospôndilos, facilitando sua atividade de prospecção e coleta e, conseqüentemente, aumentando o conhecimento disponível para esses interessantes tetrápodes.

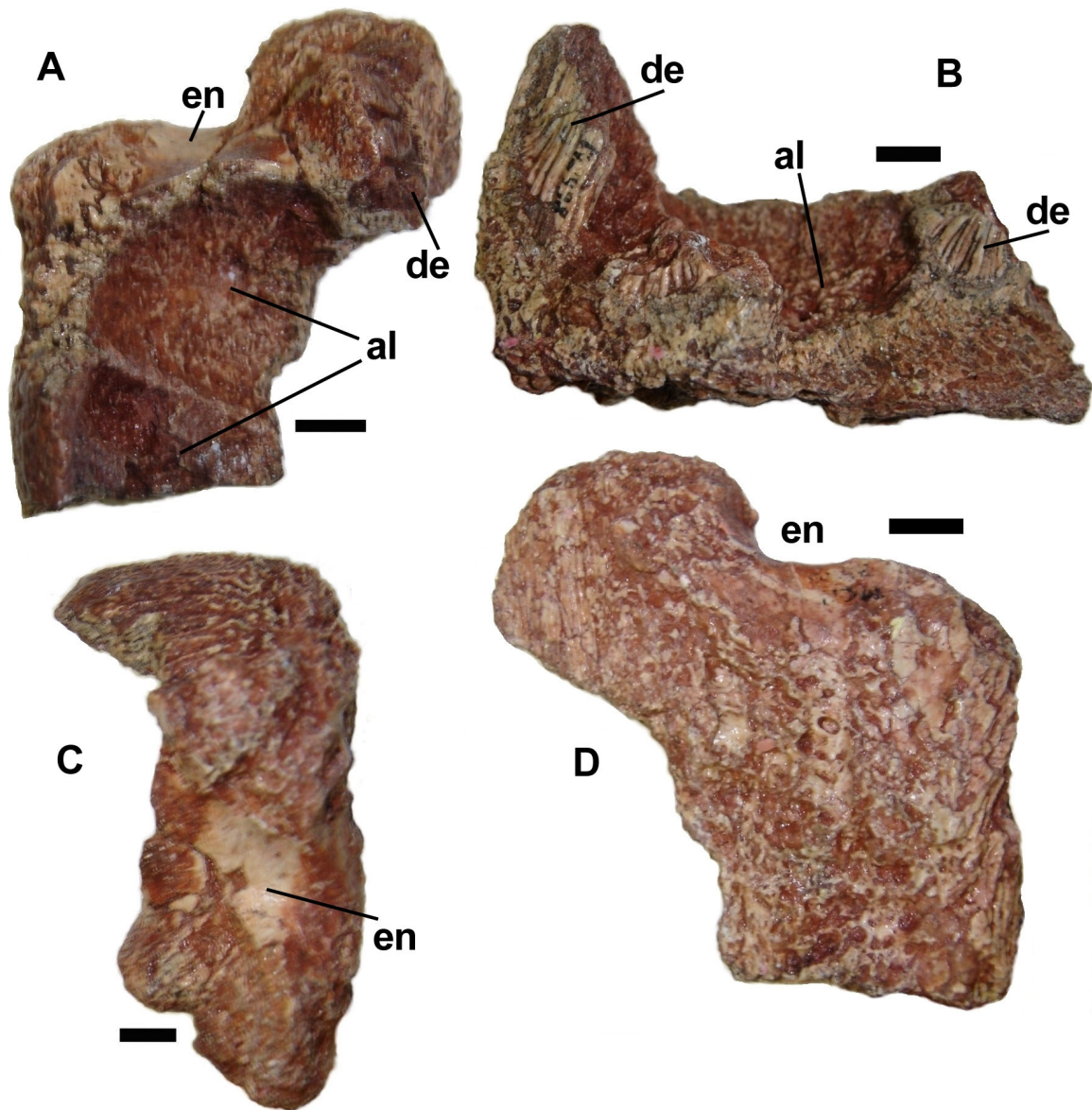


Figura 12: Fragmento de temnospondilo de posicionamento taxonômico incerto, com alvéolos de inserção de dentes labirintodontes, proveniente da Formação Santa Maria na localidade de São João do Polêsine. MCN-PV3498: A, vista oclusal com alvéolos; B, vista lingual, fragmentos de dentes labirintodontes visíveis; C, vista lateral com entalhe para encaixe de presa; D, vista ventral (ou dorsal?) com ornamentação. Escalas=1cm. Fotos de Eliseu Vieira Dias.

Abreviações anatômicas das figuras

al, alvéolo de implantação dentária; *apj*, processo alar do jugal; *ar*, ramo ascendente do pterigóide; *cft*, chifre tabular; *co*, centro de ossificação; *cpt*, corpo do pterigóide; *cr*, crista radial; *de*, dente; *en*, entalhe para encaixe de presa; *ex*, exoccipital; *f*, frontal; *gl*, glenóide; *ios*, sulco infraorbital; *j*, jugal; *l*, lacrimal; *mx*, maxila; *p*, parietal; *paf*, parietal foramen; *pdt*, processo descendente do tabular; *pf*, pré-frontal;

PGA, área pós-glenóide; *po*, pós-orbital; *pof*, pós-frontal; *pp*, pós-parietal; *pqf*, forâmen paraquadrado; *pr*, ramo palatino do pterigóide; *psp*, paraesfenóide; *pt*, pterigóide; *ptl*, pústula; *ptf*, fenestra pós-temporal; *q*, quadrado; *qj*, quadradojugal; *qr*, ramo quadrado do pterigóide; *s*, sulco; *sh*, lixa palatal (palatal shagreen); *smx*, septomaxila; *sol*, lâmina supraorbital; *sos*, sulco supraorbital; *sq*, esquamosal; *st*, supratemporal; *t*, tabular; *X*, forâmen vago.

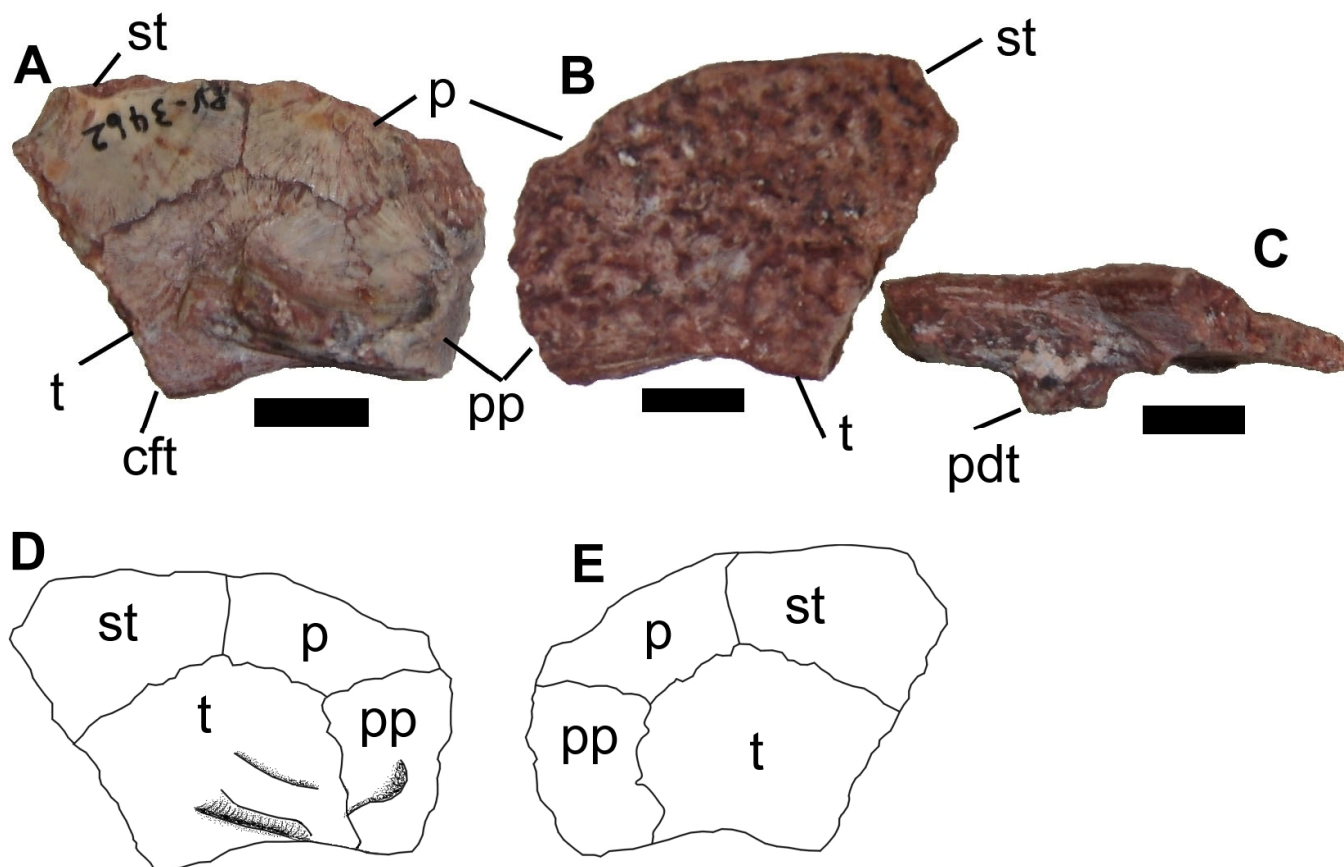


Figura 13: Fragmento de temnospondilo de posicionamento taxonômico incerto proveniente da Formação Santa Maria na localidade de São João do Polêsine. MCN-PV3462: A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista posterior; D, desenho esquemático da vista ventral; E, desenho esquemático da vista dorsal. Escalas=1cm Fotos e desenhos de Eliseu Vieira Dias.

Para saber mais

Sobre a origem dos Tetrapoda, comentada no início deste capítulo, recomendamos o artigo da revista *Scientific American Brasil* escrito por Jennifer Clack e publicado em janeiro de 2006.

Os livros *Paleontologia* e *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, publicações nacionais contendo ampla informação sobre diversos aspectos da paleontologia, contemplam parte dos assuntos aqui apresentados e aborda alguns outros temas relacionados.

Carvalho, I. S. 2000. *Paleontologia*. Editora Interciência. 628p.

Carvalho, I. S. 2004. *Paleontologia*. Editora Interciência. 2ª Edição. Vol. 1:861p. Vol. 2: 258p.

Holz, M. & De Ros, L. E. 2000. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Cigo — Centro de Investigação do Gondwana. 397p.

Leitura adicional recomendada

Com diversas edições em português, *A vida dos Vertebrados* é o mais completo livro-texto de zoologia de vertebrados publicado no Brasil. Interessante por integrar aspectos fisiológicos, morfológicos, filogenéticos e ecológicos. Abaixo a referência completa para a duas destas edições.

Pough, F. H.; Janis, C. M. & Heiser, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*. 3ª ed. Atheneu Editora – São Paulo. 699p.

Pough, F. H.; Heiser, J. B. & McFarland, W. N. 1993. *A vida dos vertebrados*.

1ª ed. Atheneu Editora – São Paulo. 839p.

Uma grande quantidade de livros em língua inglesa poderiam ser citados. Escolhemos dois que julgamos mais úteis.

Com vários títulos sobre o tema dos vertebrados fósseis, Michael J. Benton traz nestes livros uma visão da história evolutiva de cada grupo de vertebrados, sempre abordando aspectos paleobiogeográficos, morfologia e evolução.

Benton, M. J. 1990. *Vertebrate Palaeontology. Biology and evolution*. HarperCollins Academic Cambridge University Press, xii+377p.

Benton, M. J. 2005. *Vertebrate palaeontology*. 3 ed. United Kingdom. Blackwell Publishing. xi+455p.

Uma das obras de referência mundial na paleontologia de vertebrados, o livro de Robert L. Carroll traz boas descrições dos grupos de vertebrados fósseis, listas de ocorrências, porém está um pouco desatualizado quanto à classificação dos grupos.

Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman, New York, xvi+698p.

Referências Bibliográficas

Abdala, F., Dias-da-Silva, S. & Cisneros, J. C. 2002. First record of non-mammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of southern Brazil. *Palaeontologia Africana*, 38, 92—97.

Barberena, M. C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian Rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 70(1):125-137.

Bolt, J. R. 1991. Lissamphibian origins. In: Trueb, L. & Schultze, H. -P., (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and*

consensus. Cornell University Press. New York:194-222.

Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and Company, New York, xiv + 698p.

Carroll, R. L.; Currie, P. J. 1975. *Microsaurs as possible apodan ancestors*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 57:229–247.

Carroll, R. L.; Holmes, R. 1980. *The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 68:1–40.

Cisneros, J. C. & Schultz, C. L. 2002. *Procolophon brasiliensis* n. sp., a new procolophonid reptile from the Lower Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Monatshefte*, 11, 641-648.

Clack, J. A. 1998. *A new Early Carboniferous tetrapod with a mélange of crown-group characters*. *Nature*, n. 394, p. 66-69.

Clarkson, E. N. K.; Milner, A. R.; Coates, M. I. 1993. *Palaeoecology of the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, n. 84, p.

Defauw, S. L. 1989. *Temnospondyli Amphibians: A New Perspective on the Last Phases in the Evolution of the Labyrinthodontia*. *Michigan Academician*, 21:7-32.

Dias, E. V. 2000. *Anfibios*. In: *Paleontologia*. Carvalho, I. S. (Editor). Editora Interciência. Rio de Janeiro. p:525-541.

Dias, E. V. & Dias-da-Silva, S. 2000. *Os Anfibios — os vertebrados iniciam a conquista do ambiente terrestre*. In: *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Holz, M. & De Ros, L. F. (Editores). UFRGS — Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Cigo — Centro de Investigação do Gondwana. p:176-193.

Dias, E. V. & Barberena, M. C. 2001. *A Temnospondyl Amphibian from the*

- Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 73(1):135-143.
- Dias, E. V. & Richter, M. 2002. On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena 1998, a temnospondyl amphibian from the upper Permian of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 74(3):477-490.
- Dias, E. V. & Dias-da-Silva, S. 2002. Os Anfíbios — os vertebrados iniciam a conquista do ambiente terrestre. In: *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Holz, M. & De Ros, L. E. (Editores). UFRGS — Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Cigo — Centro de Investigação do Gondwana. 2 ed. Revisada. p:176-193.
- Dias, E. V. 2004. Anfíbios. In: *Paleontologia*. Carvalho, I. S. (Editor). 2 Edição ampliada. Editora Interciência. Rio de Janeiro. p. 763-779.
- Dias-da-Silva, S. 1998. Novos achados de vertebrados fósseis na Formação Sanga do Cabral (Eotriássico da Bacia do Paraná). *Acta Geológica Leopoldensia* 21(46/47):101-108.
- Dias-da-Silva, S. & Schultz, C. L. 1999. New procolophonids (Parareptilia, Procolophonoidea) and rhytidosteids (Amphibia, Temnospondyli) of southern Brazilian Triassic. *Ameghiniana*, 36, 99.
- Dias-da-Silva, S.; Marsicano, C. & Schultz, C. L. 2005. Early Triassic temnospondyl skull fragments from southern South America (Paraná Basin, Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(2):165-172.
- Dias-da-Silva, S.; Marsicano, C. & Schultz, C. L. 2006. Rhytidosteid Temnospondyls in Gondwana: A New Taxon from the Lower Triassic of Brazil, *Palaeontology*, 49(2):381-390.
- Estes, R. & Reig, O. 1973. The early fossil record of frogs: a review of the evidence. In: Vial, J. (Ed.). *Evolutionary Biology of the Anurans*. Columbia: University of Missouri Press. p. 11-63.
- Gardiner, B. G. 1983. Gnathostome vertebrae and the classification of the Amphibia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 79:1-59.
- Gauthier, J.A.; Kluge, A.G. & Rowe, T. 1988. The early evolution of the Amniota. In: *The Phylogeny and classification of the tetrapods*. Vol. 1; Amphibia, Reptiles, Birds (ed. M.J. Benton), Systematics Association Special Volume N.35A:103-155
- Holz, M. & Scherer, C. 1998. Palaeoclimate of the South Brazilian Triassic Succession: Sedimentological and Paleontological Evidence. In: *Epicontinental Triassic International Symposium Halle. Abstracts*, :76-77.
- Ivachnenko, M. F 1978. Urodelans from the Triassic and Jurassic of Soviet Central Asia. *Paleontological Journal*, 12(3):362-368.
- Laurin, M. 1998a. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I. Systematics, middle ear evolution and jaw suspension. *Annales des Sciences Naturelles*, 1998:1-42.
- Laurin, M. 1998b. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part II. Vertebral centrum, costal ventilation, and paedomorphosis. *Annales des Sciences Naturelles*, 1998:99-114.
- Laurin, M. & Reisz, R. R. 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. In: Sumida S, Martin K. (eds). *Amniote origins – completing the transition to land*. London: Academic Press, 9-59.
- Lavina, E. L. & Barberena, M. C. 1985. Anfíbios rítidosteídeos e lídekkerínídeos da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Rio Grande do Sul) Implicações bioestratigráficas e geocronológicas. *Iheringia, sér. Geologia*, 10:19-27.
- Lucas, S. G., 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and

- biochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**:345-382.
- Lucas, S. G. 1999. A tetrapod-based Triassic timescale. *Albertiana*, **21** (3):27-31.
- Lucas, S. G. & Schoch, R. R. 2002. Triassic temnospondyl biostratigraphy, biochronology and correlation of German Buntsandstein and North American Moenkopi Formation. *Lethaia*, **35**:97-106.
- Marsicano, C. A. 1999. Chigutisaurid amphibians from the Upper Triassic of Argentina and their Phylogenetic relationships. *Palaeontology* 42(3): 545-565.
- Marsicano, C. A. & Warren, A. A. 1998. The first Palaeozoic rhytidosteid: *Trucheosaurus major* (Woodward, 1909) from the late Permian of Australia, and a reassessment of the Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli). *Bulletin Natural History Museum of London (Geology)* **54**(2):147-154.
- Milner, A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. In: The phylogeny and classification of the tetrapods; Volume 1, Amphibians, reptiles, birds. Benton-Michael-J (editor). Systematics Association Special Volume. 35A; Pages 59-102. Academic Press [for the] Systematics Association. London-New York, International.
- Milner, A. R. 1990. The radiations of temnospondyl amphibians. In: Major evolutionary radiations. Taylor-Paul-David (editor); Larwood-Gilbert-Powell (editor). Systematics Association Special Volume. 42; Pages 321-349. Academic Press for the Systematics Association. London-New York, International.
- Milner, A. C. 1993. The aïstopod amphibian from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, n. 84, p. 363-368.
- Milner, A. R. & Sequeira, S. E. K. 1993. The temnospondyl amphibians from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, n. 84, p. 331-362.
- Neveling J.; Rubidge, B. S.; Hancox, P. J. 1999. A lower Cynognathus Assemblage Zone fossil from the Katberg Formation (Beaufort Group, South Africa). *South African Journal of Science*, **95**:555-556.
- Panchen, A. L. & Smithson, T. R. 1988. The relationships of the earliest tetrapods. In: The phylogeny and classification of the tetrapods. Benton, M. J. ed. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Systematic Association special volume 35A.
- Romer, A. S. 1947. Review of the Labyrinthodontia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University*. 99(1):368p.
- Scherer, C. M., Faccini, U. F. and Lavina, E. L. 2000. Arcabouçoestratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. 335-354. In Holtz, M. and De Ros, L. F. (eds). *Geologia do Rio Grande do Sul*. CIGO/UFRGS, Porto Alegre, Brazil, 445 pp.
- Schoch, R. R. & Milner, A. R. 2000. Stereospondyli. Stem-stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroida, Capitosauroida. *Handbuch der paleoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpetology)* Part 3B. xii+203p. 16 plates.
- Sengupta, D. P. 1995. Chigutisaurid temnospondyls from the Late Triassic of India and a review of the Family Chigutisauridae. *Palaeontology*. 38, Part 2; Pages 313-339.
- Smithson, T. R. 1993. *Eldeceeon rolfei*, a new reptiliomorph from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, n. 84, p. 377-382.
- Smithson, T. R.; Carroll, R. L.; Panchen, A. L.; Andrews, S. M. 1993. *Westlothiana lizziae* from the Viséan of East Kirkton. West Lothian,

- Scotland and the Amniote stem. Transactions of the Royal Society of Edinburg, Earth Sciences, n. 84, p. 383-412.
- Souto-Ribeiro, A. W. & Holz, M. 1998. The Early Triassic Sanga do Cabral (Paraná Basin, Brazil) and Katberg Sandstone (Karoo Basin, South Africa) Formations: A possible 'taphocorrelation'. In: GONDWANA 10: EVENT STRATIGRAPHY OF GONDWANA. *Journal of African Earth Sciences*. **27**(1):189.
- Trueb, L. & Cloutier, R. 1991. A phylogenetic Investigation of the Inter- and Intra-relationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). In: Schultze, H.-P. & Trueb, L. (eds.). Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. Comstock Publishing Associates a division of Cornell University Press: 223-313.
- Vorobyeva, E. & Schultze, H. -P. 1991. Description and systematics of Panderichthyid fishes with comments on their relationships to tetrapods. In: Schultze, H. -P. & Trueb, L. (eds.). Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. Comstock Publishing Associates a division of Cornell University Press: 68-109.
- Warren, A. A. & Marsicano, C. 2000. A phylogeny of the Brachyopoidea (Temnospondyli, Stereospondyli). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3): 462-483.
- Yates, A. M. & Warren, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society* 128:77-121.
- Zerfass H.; Lavina, E. L., Schultz, C. L., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F. & Chemale, F. Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**, 85-105.